



TITLE:

## 17.車軸藻類及び豆の幼根にみられる電氣的空間パターン(パターン形成の運動及び統計,研究会報告)

AUTHOR(S):

都甲, 潔; 山藤, 馨

---

CITATION:

都甲, 潔 ...[et al]. 17.車軸藻類及び豆の幼根にみられる電氣的空間パターン(パターン形成の運動及び統計,研究会報告). 物性研究 1986, 46(6): 872-877

ISSUE DATE:

1986-09-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/92299>

RIGHT:

- 7) D. A. Smith, J. Chem. Phys. **81** (1984) 3102.
- 8) M. Flicker and J. Ross, J. Chem. Phys. **60** (1974) 3458.
- 9) R. Lovett, P. Ortoleva and J. Ross, J. Chem. Phys. **69** (1978) 947.
- 10) R. Feeney, S. L. Schmidt, P. Strickholm, J. Chadam and P. Ortoleva, J. Chem. Phys. **78** (1983) 1293.
- 11) S. Kai and S. C. Muller, Sci. Form, **1** (1985) 9.

## 17. 車軸藻類及び豆の幼根にみられる 電氣的空間パターン

九大・工 都甲 潔, 山藤 馨

### 1. はじめに

化学反応と拡散が結合した、いわゆる反応拡散系では、種々の空間パターンが現れる。B・Z反応の同心円状パターンまたはリーゼガング環などはよく知られた例である。これらは非平衡系に特有の現象であるが、生物の成長も典型的な非平衡現象であり、従ってここでも空間パターンの出現が期待できる。事実、粘菌の集合時やヒドラの形態形成では、散逸構造の存在が示唆されている<sup>1,2)</sup>。本小論では、植物にみられる空間パターンの測定例について述べ、理論モデルとその結果を紹介する。成長は生体膜の電氣的自己形成能と密接に関連した、散逸構造の発現に他ならないことが明らかにされる。

### 2. 単細胞系における電氣的パターン

車軸藻類 (*Chara*, *Nitella*) は淡水産の緑藻である。形状はキンギョモやスギナによく似ており、節と節の間は直径1mm、長さ3~8cmの巨大細胞から成る。藻体に光を当てると、酸性とアルカリ性の領域が細胞表面に沿って、交互に形成される。図1は、節間細胞に光を照射した後のアルカリ領域の形成を、フェノールレッドで見たものである<sup>3)</sup>。細胞の円周方向を取り巻いた縞状構造 (バンド) が周期的に作られていく様子が判る。また、bに示したような細胞表面を散在するパッチ状パターンもよく現れるが、これらは充分時間がたつと、aの縞状パターンに落ち着くようである。細胞の伸長は酸性領域に局在して起る。

酸・アルカリパターンは細胞電位の変化としても捉えることができる。図2は、細胞の表面近傍に電極を約1.5mmおきに並べ、光照射後の電位の変化を見たものである。最初のうちは大きな変化はないが、10分ほどして細胞全体に渡って、電位の増加が起る。その後、順次電位の低い部域が形成される。同時に行った呈色実験から、電位の低い部位はアルカリ性、高い所

は酸性に対応する。

このようなパターンは通常、次の状況で現れる：1) 約  $0.8\text{W/m}^2$  以上の光照射；2) 3～5 mm以上の比較的長い節間細胞；3) 原形質流動がきちんと起こっている細胞；4) 液胞を有する細胞（内部灌流していない）；5) 多くは  $\text{Ca}^{2+}$  を含む水溶液中；6) *Chara corallina* では pH 8 程度の溶液（種類によって至適 pH 値は異なる）。

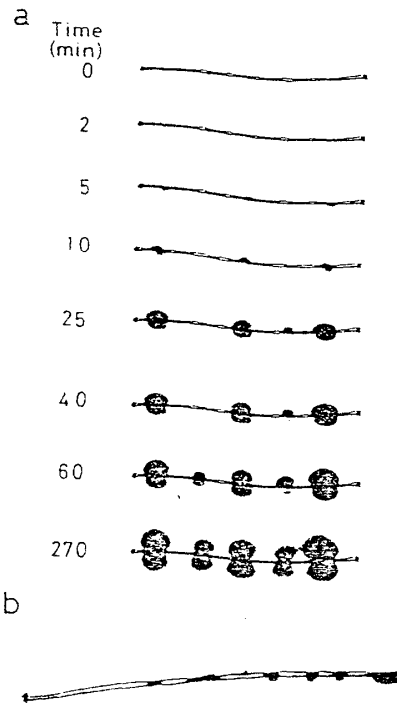


図1 車軸藻節間細胞の縞状パターンとパッチ状パターン

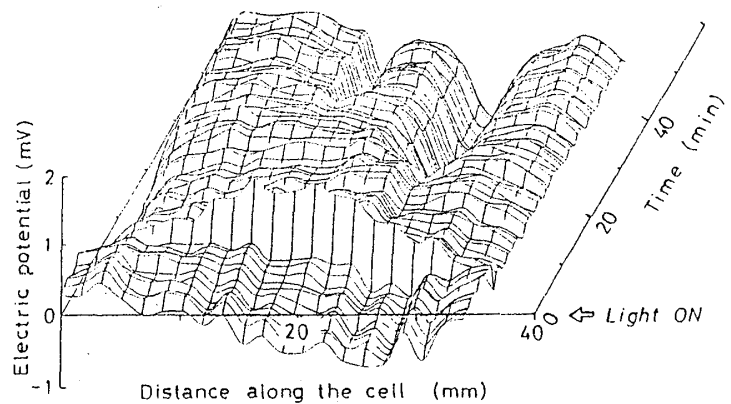


図2 表面電位の立ち上がり

図3に縞状パターンの出現を説明するための理論モデルを示す。このモデルの特徴は以下の通りである：<sup>4-6)</sup>

- 1) 光が当たると、全膜面に渡って能動フラックスが誘起される。
- 2) 能動フラックスと受動フラックスの和である膜面フラックスは、水素イオン濃度差（活性因子）に非線型依存性をもつ。
- 3) ADP は  $\text{H}^+$  ポンプの抑制因子として働き、膜面原形質内に均一に存在する。
- 4)  $\text{H}^+$  は細胞外部と内部では、拡散方程式に従う。
- 5) 電位は電気的中性条件の結果として、膜を介して運ばれる  $\text{H}^+$  の濃度分布から決まる。

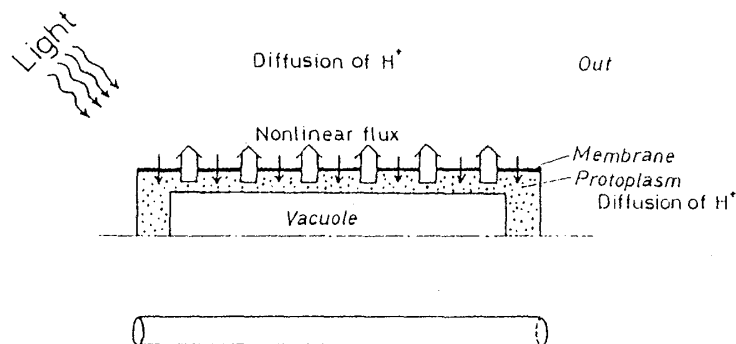


図3 理論モデル

本モデルは比較的簡単な構造をしているが、ここで従来よく知られている活性子-抑制子モデル<sup>7)</sup>との違いを述べておこう。まず従来のモデルは生物体内の濃度勾配を適当な境界条件下で論ずるもので、ここでの生体膜を介してのパターン形成を調べる立場とは、形態形成は生物体内、生体膜そして環境を考察して初めて議論できるということを主張している点で大きく異なる。加えて具体的に外部変数として、光強度を空間積分の形で入れ、電位や  $H^+$  濃度といった、現実測定にかかる量を記述している点も、実験結果との比較を容易にしている。

図4に理論モデルを数値的に解いた結果を示す。図で  $J_a + J_p$  は膜面フラックスで、 $pH_p$  は細胞表面の値である。最下段は  $H^+$  濃度の等高線を描いている。aは光強度が低い時で、bが高い時である。パターンが出現する光強度には閾値が存在し、図5は相図である。 $H^+$  流入部が  $pH9$  にアルカリ化し、フラックスはM字型を呈している。光強度を上げていくと約  $0.8 \text{ W/m}^2$  でパターンが出現し、また光が強いほど、バンドの数が増え、短い細胞ではパターンは現れない。これらは全て実験事実を説明する。

図6は、 $H^+$  の拡散定数とパターン化の関係を表している。通常の実験状況では拡散定数は  $10^{-4} \text{ cm}^2/\text{s}$  なので、拡散を遅くするような溶媒に細胞を浸すと、パターンは明瞭化する訳であり、これは実際、細胞を寒天につけたりしてパターンを見易くするという、通常よく行う方法に対応している。

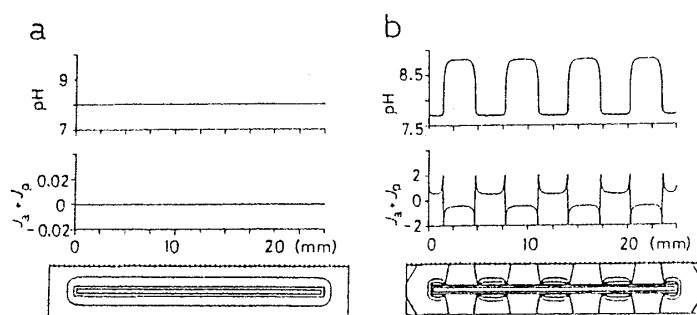


図4 理論結果 光強度低い(a), 高い(b)

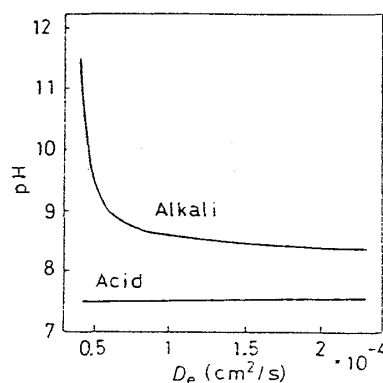


図6 表面  $pH$  と  $H^+$  拡散定数

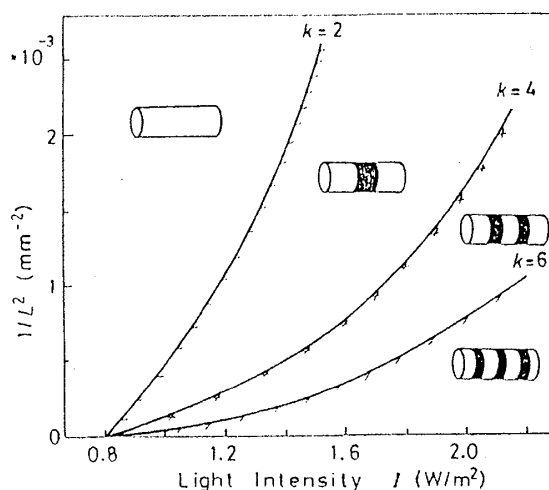


図5 パターンの相図  $k$  はモードの意

本モデルはこの他に、液胞を除去するとパターンが不明瞭化するという観測、原形質流動の速度が遅いとパターンが現れないという実験、パターン形成の動的特性、アルカリ化や緩和特性の外部容器のサイズ依存性など多くの実験事実を説明できる。

これらの結果は、酸・アルカリパターンが細胞内部と外部に形成された電流空間パターンを介して安定化されることを意味する。成長は酸性領域で起る訳であるが、この事実はとりも直さず、生体膜の成長時に占める重要性を示唆する。次に、多細胞系である豆の根を例にとり、電流空間パターンと成長との関連をみていこう。

### 3. 多細胞系における電氣的パターン

図7は、あずきの豆の根の伸長に伴う表面電位の変化を示している<sup>8)</sup>。根が短い間は、根端部に電位のピークが見られるが、根が長くなると周期的な構造が出現するのが判る。根の対面の電位を測ると、その一致はかなりよく、従ってこれは根の周りを取り巻く縞状パターンであるといえる。

図8は、根の先端1cmの測定結果を表している。

これから、伸長は根端2～4mmに限定されていること、電位のピークは5～8mmに存在することが判る。またブロモクレゾールパープルでpH分布を見ると、先端部が酸性化することから、 $H^+$ が外液を通過して後方の既長帯側（ある程度成熟した伸長領域も含む）から、先端の伸長帯へ流れこんでいると推察される<sup>9)</sup>。

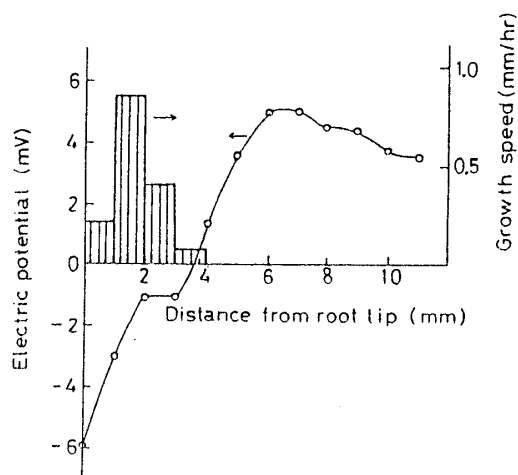


図8 伸長率と表面電位

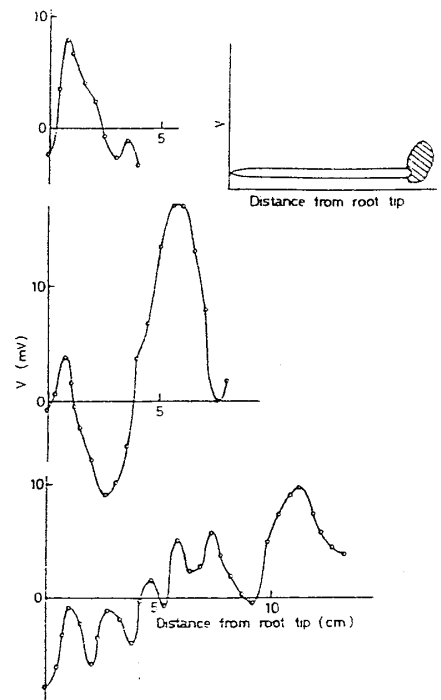


図7 豆の根における縞状パターンの出現

図9は、表面電位の時空間変化である。この測定時間の中に、根は約2.5mm伸び、根の先端部は電極2本に渡って移動している。先端の電位の谷が伸長帯に相当するが、50分ほどして電位の急激な変化、振動、そして新しいピークが生まれているのが見て取れる。既長帯では、さほど激しい電位の変化は起こっていない。

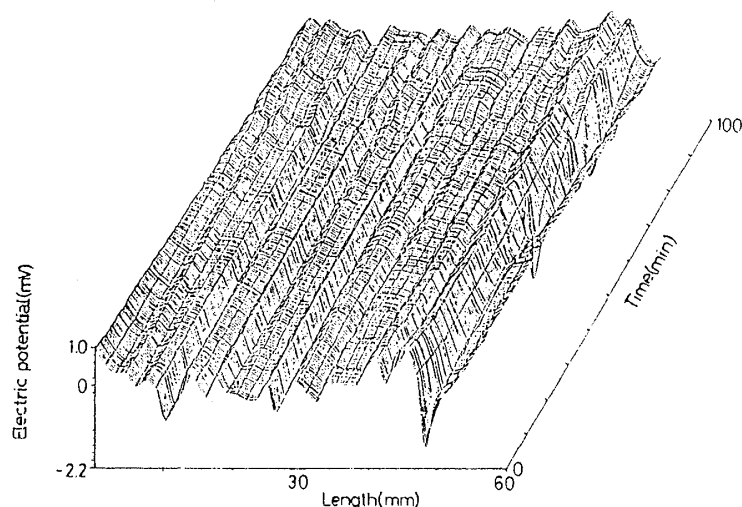


図9 電位の時空間パターン

図10に、測定開始直後と終了直前の電位のパターンを比較している。図で矢印は先端の位置である。先端から2cm以降の既長帯では電位の相対的一致はよいが、先端部の伸長帯では新たにピークが付け加わって、またその影響が根端から2cm近くにまで及んでいるのが見える。

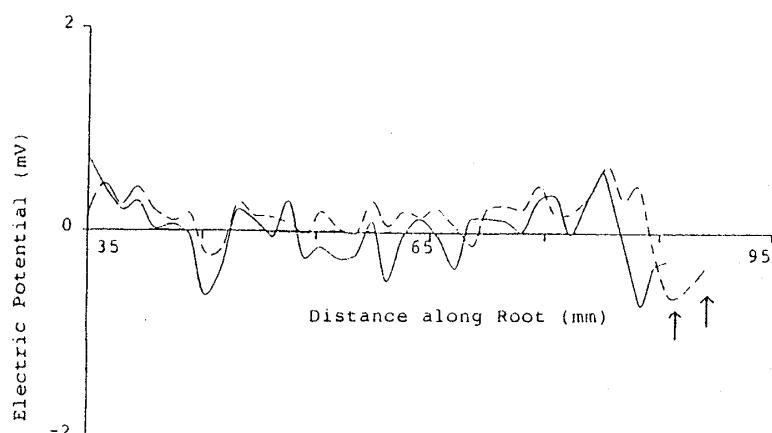


図10 100分後のパターンの変化

伸長に伴うパターンの変化はかなり動的である。既にあるピークが突然消失し、二つに分れたり、根全体に渡って周期5～6分ほどの自励発振が現れたりする。注目すべきことに、振動

の位相は伸長帯と既長帯とで 180 度回転する<sup>10)</sup>。また時間と共に、電位振動の振幅と周期が次々と倍増する (1.5 → 3.0 → 4.5 mV, 6 → 12 → 18 分) という現象も見られる。このような電位の動的振舞が成長と如何なる関係にあり、そのメカニズムは何か、今後の課題である。

根内部の酵素活性もまた、特有の分布を示す<sup>9)</sup>。ショ糖を分解する酵素であるインベルターゼの活性分布を測ると、先端から 6 ~ 8 mm の部位にピークがみられる。これは表面電位のピークと対応している。根を酢酸緩衝液に浸したりして、成長を故意に止めると、電位パターンの消失、それと平行してインベルターゼ活性分布の平坦化が起る。つまり、電氣的パターンは根内部の酵素活性分布と密接に関係しており、成長の中で一つの主要な役割を演じている。

#### 4. おわりに

単細胞系と多細胞系にみられる電氣的パターンの例を紹介してきた。生物の成長時には電流空間パターンは頻繁に現れる<sup>11)</sup>。これらは成長と密接な関係にあり、成長の複雑な連鎖の一過程を占めていると考えられる。生体膜の電氣的事象の自己組織化のメカニズムを探ることは、形態形成の研究の新しい突破口となることが期待され、この流れに沿った成長の電氣的制御も近い将来夢ではなくなるものと思われる。生体系における非平衡現象が、電氣的事象を多く伴うという事実は、生体ではイオンとの動的相互作用が普遍に起こっているためであり、このタイプの自己組織化状態は、電氣的散逸構造とでも名付けられる、新しい構造である。生体膜が生物に不可欠の機能構造体であるという事実を思い起すと、電氣的散逸構造は植物、動物を含む広く生物全般で現れることが期待される。

#### References

- 1) P. Gransdorff & I. Prigogine, Thermodynamic theory of structure, stability and fluctuations (1971) London, Wiley-Interscience.
- 2) 清水, 沢田, 信学技報 NLP 84-24 (1984) 25.
- 3) 都甲, 山藤, 生物物理 26 (1986) 印刷中。
- 4) 都甲, 山藤, 物性研究 44 (1985) 489.
- 5) K. Toko, S. Iiyama & K. Yamafuji, J. Phys. Soc. Jpn. 53 (1984) 4070.
- 6) K. Toko, H. Chosa & K. Yamafuji, J. Theor. Biol. 114 (1985) 127.
- 7) H. Meinhardt, Models of biological pattern formation (1982) London, Academic Press.
- 8) S. Iiyama, K. Toko & K. Yamafuji, Biophys. Chem. 23 (1985) 285.
- 9) K. Toko, S. Iiyama, T. Tanaka, K. Hayashi & K. Yamafuji, Biophys. Chem. (1986) 印刷中。
- 10) K. Toko, K. Hayashi & K. Yamafuji, Trans. IECE Japan E69 (1986) 485.
- 11) 都甲, 山藤, 生物物理 23 (1983) 76.